

1 **ALLINE MENDES ALVES**

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11 **CARACTERÍSTICAS FOLIARES E ÍNDICES DE**  
12 **REFLECTÂNCIA ESPECTRAL EM UM GRADIENTE**  
13 **SUCCSSIONAL DE UMA FLORESTA TROPICAL SECA**

14

15

16

17

18

19

20

21

22

23

24

25

26

Montes Claros, Minas Gerais

27

Novembro de 2013

28

29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57

**Alline Mendes Alves**

**CARACTERÍSTICAS FOLIARES E ÍNDICES DE  
REFLECTÂNCIA ESPECTRAL EM UM GRADIENTE  
SUCESSIONAL DE UMA FLORESTA TROPICAL SECA**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Montes Claros, como requisito necessário para a obtenção de título de Mestre em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Gerardo Arturo Sanchez-Azofeifa - UoA

Co-orientador: Dr. Mário Marcos do Espírito-Santo - Unimontes

Montes Claros, Minas Gerais

Novembro de 2013

58

59

60

61

62

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

Aos meus pais, Elenice e Djalma,

79

*carinhosamente* dedico.

80

81

82

*“Somente pelos frutos é que se justifica a dor de uma poda.”*

83

*(Eugênio Jorge)*

84

85 **Agradecimentos**

86

87 Agradeço a Deus, todo poderoso, porque se Ele não tivesse criado tantas coisas  
88 complexas essa dissertação e a ciência não existiriam. À virgem Maria e ao Senhor  
89 Jesus Cristo que me acompanharam e guiaram até aqui, e não de me acompanhar por  
90 toda a vida.

91 Aos meus Pais Elenice e Djalma, que me ensinaram a gostar do “mato” o que  
92 fez da realização desse trabalho tão mais prazeroso, pelo apoio e amor incondicional,  
93 mesmo não entendendo o que eu fazia sempre me deram força pra continuar. À minha  
94 irmã Janinne por existir e por me incentivar a não desistir. Ao meu namorado Dermany,  
95 por todo zelo e amor, que escutou meus desabafos por telefone e sempre fazia das coisas  
96 mais simples do que realmente eram. Aos meus parentes e amigos de Salinas, minha  
97 avó Nenzinha pelos biscoitos e por achar que eu iria aparecer na tv.

98 Eterna gratidão à família DDD, principalmente à pessoa do Pe. Harley, que  
99 foram o sustento nas horas difíceis, a risada nos momentos de tristeza e por acreditarem  
100 junto comigo que *"a sabedoria deste mundo é loucura diante de Deus"*. Aos ouvintes do  
101 *Universitários em Questão*, que compreenderam tantas vezes minhas ausências para  
102 executar esse projeto.

103 Muito obrigada aos amigos do Laboratório de Ecologia Evolutiva, desde os mais  
104 calouros até os ausentes. Jhonathan por me chamar pra embarcar nessa aventura de ser  
105 cientista e pela solicitude em nos ensinar e ajudar a qualquer hora, à Gabriela Faccion,  
106 pela paciência, meu exemplo de dedicação, organização e persistência no trabalho,  
107 também sempre disponível e preocupada. A todos os veteranos que já passaram pela  
108 minha vida, que tantas vezes disponibilizaram seu tempo e seus trabalhos para que eu  
109 pudesse aprender um pouco mais, certamente aprendi muito com vocês. Aos colegas de

110 campo, das equipes “Mata Seca Radical” Daniel, Joselândio, Sarah, Maria Luiza,  
111 Mariana, Carine, Flávio, que me acompanharam em alguma das três coletas de trabalho,  
112 mesmo que só usemos aqui a menor e menos trabalhosa, espero que todo o esforço das  
113 outras possa render frutos a vocês. Aos demais companheiros de Laboratório ou de  
114 campo, Falcão, Paulo, Thiago, Carlos, Emanuel e Túlio. Às calouras Marias Fernanda,  
115 Cristina, Fernanda e Camila pela paciência comigo.

116 Ao meu orientador Gerardo Arturo que aceitou me orientar sem ao menos me  
117 conhecer, me proporcionou apreciar o primeiro mundo com a oportunidade do  
118 intercâmbio e me recebeu tão bem no Canadá. Aproveitando agradeço aos amigos que  
119 fiz lá, especialmente Marcel, Mike e Payri, à família latina, e aos colegas do laboratório  
120 de Ciências da Terra. Espero retornar em breve. Ao querido co-orientador Mário  
121 Marcos do Espírito Santo, que assumiu grande parte do ônus da orientação, pela  
122 oportunidade do intercâmbio, pela paciência, ensinamentos e confiança depositados  
123 nesses mais de cinco anos de orientação, pelo exemplo de profissionalismo, muitíssimo  
124 obrigada. Aos demais professores, sobretudo os que contribuíram positivamente para  
125 formação do meu caráter e conhecimento, agradecida.

126 A melhor turma de mestrado da história do PPGCB, que foi a mais unida e mais  
127 animada de todas! Valeu NQ's! De maneira especial Maria Betânia pelas conversas e  
128 desabafos extraclasse; Caroline e Michele, companheiras nas madrugadas dos últimos  
129 dias; Fátima, Camila e Raíssa por me auxiliarem nas análises estatísticas; obrigada.

130 Ao IAI - Inter American Institute for Global Change Research, à Fundação de  
131 amparo à pesquisa de Minas gerais e ao Conselho Nacional de Pesquisa pelo  
132 financiamento do projeto.

133 Enfim, a todos!

134 *Às vezes estamos em determinado lugar sem entender o porquê, mas basta saber que é exatamente ali que devemos estar.*

135 *Mais uma vez, Obrigada Senhor!*

136

137 **Apresentação**

138

139           Essa dissertação se encontra em formato de artigo científico a ser submetido à  
140 revista “Forest Ecology and Management”. Após as correções sugeridas pelos membros  
141 da banca, o artigo será formatado adequadamente e traduzido para o idioma Inglês,  
142 seguindo as normas da revista.

1 **CARACTERÍSTICAS FOLIARES E ÍNDICES DE REFLECTÂNCIA**  
2 **ESPECTRAL EM UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE UMA FLORESTA**  
3 **TROPICAL SECA**

4

5 Aline Mendes Alves<sup>1,3</sup>, Gerardo A. Sanchez-Azofeifa<sup>1,2,4</sup> e Mário M. do Espírito-  
6 Santo<sup>1,5</sup>.

7

8 <sup>1</sup>Departamento de Biologia Geral, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde,  
9 Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros-MG, Brasil. CP 126, CEP  
10 39401-089

11 <sup>2</sup>Department of Earth & Atmospheric Sciences, 1-26 Earth Sciences Building,  
12 University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada. T6G 2E3

13

14 <sup>3</sup>alinemendesflor@yahoo.com.br

15 <sup>4</sup>arturo.sanchez@ualberta.ca

16 <sup>5</sup>mario.marcos@unimontes.br

17

18 **RESUMO** - Características foliares e índices de reflectância espectral em um gradiente  
19 sucessional de uma Floresta Tropical Seca

20 Características foliares são frequentemente citadas como principais indicadores das  
21 relações entre o uso de recursos pelas plantas, investimento em biomassa e  
22 funcionamento do ecossistema, por serem de fácil quantificação e estarem fortemente  
23 relacionadas à fisiologia das plantas. As Florestas Tropicais Secas ainda são pouco  
24 estudadas bem como as propriedades óticas de espécies desse ambiente. A presença de  
25 estágios sucessionais em FTSs pode provocar o processo de filtragem ambiental  
26 selecionando traços e espécies existentes em escala local. O objetivo desse trabalho foi  
27 avaliar a plasticidade fenotípica em características foliares e sua influência sobre a  
28 herbivoria e o padrão de reflectância foliar em três espécies distribuídas ao longo de um  
29 gradiente sucessional em uma FTS no norte de Minas Gerais, Brasil. Foram estudadas  
30 as espécies: *Poincianella pluviosa* presente nos estágios inicial, intermediário e tardio  
31 de sucessão, *Handroanthus ochraceus* presente somente nos dois primeiros estágios e  
32 *Handroanthus reticulatus* presente exclusivamente nos dois últimos. Foram avaliados  
33 os conteúdos de clorofila *a*, *b*, total, carotenóides e água, bem como a porcentagem de  
34 área foliar perdida, esclerofilia e os índices de reflectância espectral mND705, mSR705  
35 e WI. Os resultados apontaram que existem traços de plasticidade fenotípica entre as  
36 espécies no principalmente que diz respeito às características fisiológicas para essa  
37 floresta. Os conteúdos de pigmentos, exceto carotenóides, foram bem correlacionados  
38 com os índices foliares. A herbivoria não foi influenciada por nenhum dos componentes  
39 avaliados e o conteúdo de água não apresentou correlação com o índice WI.

40

41

42 Palavras-chave: Floresta Tropical Seca, reflectância, plasticidade fenotípica.



43 **ABSTRACT** - Features and foliar spectral reflectance indices in a successional gradient  
44 of a Tropical Dry Forest

45 Leaf characteristics are often cited as key indicators of the relationship between  
46 resource use by plants , investment in biomass and ecosystem functioning , because they  
47 are easily quantifiable and are strongly related to the physiology of plants. The Tropical  
48 Dry Forests are still few studied and the optical properties of species at this  
49 environment. The presence of successional stages in TDFs may cause the process of  
50 selecting traits and environmental filtering in species existing on a local scale. The aim  
51 of this study was to evaluate the phenotypic plasticity in leaf traits and their influence  
52 on the pattern of herbivory and leaf reflectance in three species distributed along a  
53 successional gradient in a FTS in northern Minas Gerais, Brazil. Was studied:  
54 *Poincianella pluviosa*, present in all successional stages, early, intermediate and late;  
55 *Handroanthus ochraceus* present only in the first two of stages and *Handroanthus*  
56 *reticulatus* present exclusively in the last two. We evaluated the contents of chlorophyll  
57 a, b, total, carotenoids and water as well as the percentage of leaf area damaged,  
58 sclerophylly and spectral reflectance indices mND705, mSR705 and WI. The results  
59 showed that there are traces of phenotypic plasticity among species mainly in regards to  
60 the physiological characteristics of this forest. The contents of pigments except  
61 carotenoids were well correlated with leaf indices. Herbivory and WI index was not  
62 influenced by any of the evaluated components and water content respectively.

63

64

65

66 Keywords: Tropical Dry Forest, reflectance, phenotypic plasticity.

67                   **CARACTERÍSTICAS FOLIARES E ÍNDICES DE REFLECTÂNCIA**  
68                   **ESPECTRAL EM UM GRADIENTE SUCESSIONAL DE UMA FLORESTA**  
69                   **TROPICAL SECA**

70  
71   **1. INTRODUÇÃO**

72                   Características foliares são frequentemente citadas como principais indicadores  
73 das relações entre o uso de recursos pelas plantas, investimento em biomassa e  
74 funcionamento do ecossistema (Craine et al., 2001; Carvalho et al., 2007), por serem de  
75 fácil quantificação e estarem fortemente relacionadas à fisiologia das plantas (Garnier et  
76 al., 2001). A ocorrência de distúrbios naturais e antrópicos e a perda de diversidade  
77 podem causar profundos impactos na auto-regulação ecossistêmica (Quesada et al.,  
78 2009). Entretanto, comunidades vegetais podem se recuperar de perturbações através da  
79 sucessão ecológica, um processo que implica mudanças sequenciais nos atributos da  
80 comunidade ao longo do tempo (Odum e Barrett, 2005; Chazdon et al., 2008). Com o  
81 crescimento de áreas de florestas secundárias, também há um aumento na atenção  
82 dedicada ao estudo de habitats em diferentes estágios sucessionais (Kalacska et al.,  
83 2005). Alterações nas condições ecológicas durante a sucessão resultam na variação de  
84 pressões seletivas, criando “filtros” ambientais (Cornwell et al., 2009) que afetam a  
85 evolução de características de história de vida das plantas (Ronce et al., 2005).

86                   A filtragem ambiental é um dos processos que afeta a composição de espécies  
87 em diferentes estágios sucessionais (Silva, 2010). Este conceito prediz que espécies  
88 presentes em escala regional estarão representadas em uma escala local e tenderiam a  
89 apresentar características semelhantes, necessárias para superar o filtro ambiental  
90 (Cornwell et al., 2009). O comportamento fisiológico diferenciado pode ser uma  
91 resposta às diferenças na disponibilidade de luz e nutrientes no solo, afetando a taxa de

92 crescimento e palatabilidade da planta para herbívoros (Bryant et al., 1983; Coley et al.,  
93 1985; Herms e Mattson, 1992). Entretanto, muitas das espécies são capazes de se  
94 adaptar às condições ambientais dos estágios sucessionais nos quais se encontram de  
95 acordo com seu grau de plasticidade fenotípica (Messier et al., 2010). Assim, as  
96 condições do ambiente podem determinar características peculiares aos indivíduos de  
97 uma mesma espécie em diferentes estágios sucessionais (Alvarez-Añorve et al., 2008).

98       Essas diferenças entre ambientes sucessionais conferem adaptações ao  
99 metabolismo da planta, o que se reflete na produção de pigmentos e na estrutura das  
100 folhas. As características morfofisiológicas das plantas que surgem como uma resposta  
101 à disponibilidade de luz conferem a elas características espectrais específicas (Campbell  
102 e Norman, 1998), e as folhas, como estruturas fotossintetizantes, têm grande  
103 importância na interação da energia radiante com a vegetação. Ao utilizar tecnologias  
104 que detectam tais alterações das características funcionais de plantas, também é possível  
105 desenvolver ferramentas de diagnóstico para inferir o estado sucessional e funcional de  
106 diferentes comunidades de plantas, facilitando o estudo da dinâmica da vegetação  
107 (Alvarez-Añorve et al., 2012). Estes estudos em nível regional podem constituir  
108 poderoso instrumento de estudo da dinâmica de florestas tropicais (Sanchez- Azofeifa et  
109 al., 2005).

110       De uma maneira geral, as florestas tropicais secas (FTSs) ainda são pouco  
111 estudados em relação a ambientes tropicais úmidos, (Quesada et al., 2009; Sanchez-  
112 Azofeifa et al., 2005). Também pouco se sabe a respeito de propriedades óticas de  
113 espécies de plantas tropicais ou sobre o potencial para sua identificação usando  
114 sensoriamento remoto (Castro-Esau et al., 2006). O padrão de reflectância espectral das  
115 folhas é normalmente a contribuição dominante para a reflectância do dossel (Castro-  
116 Essau et al., 2006). A reflectância espectral foliar é afetada (1) pelas propriedades

117 bioquímicas da folha (conteúdo de água, pigmentos fotossintéticos e carboidratos  
118 estruturais), que criam traços de absorção específicos de determinados comprimentos de  
119 onda; e (2) pela morfologia foliar (espessura da parede celular, espaços de ar, ceras  
120 cuticulares), que afeta a dispersão dos fótons (Grant, 1987; Asner, 1998; Roberts et al.,  
121 2004). Enquanto o conteúdo de pigmentos tem um importante papel na reflectância da  
122 luz visível, a espessura e a morfologia interna da folha aparentemente controlam a  
123 reflectância próxima ao infravermelho (Castro-Esau et al., 2004, 2005). Neste sentido,  
124 as características foliares oferecem um indicativo importante das diferenças na  
125 composição florística e/ou funcionalidade vegetal em diferentes estágios sucessionais,  
126 por meio das “assinaturas” espectrais – intensidade relativa com que cada corpo reflete  
127 ou emite a radiação eletromagnética nos diversos comprimentos de onda (Barrett e  
128 Curtis, 1999; Castro-Esau et al., 2006)

129       A maior parte dos estudos sobre padrões de reflectância foliar utilizou folhas  
130 saudáveis (i.e., sem dano por patógenos ou herbívoros) para realização das medições  
131 das características das folhas (Castro-Esau et al., 2004, 2005; Alvarez-Añorve et al.,  
132 2008). Entretanto, todas as características vegetais listadas anteriormente são afetadas  
133 por danos foliares provocados por herbívoros e vice-versa (Coley e Barone, 1996;  
134 Carter e Knapp, 2001; Sanson et al., 2001; Stone et al., 2001; Peeters, 2002; Poorter et  
135 al., 2004). Em TDFs, cerca de 14% da biomassa vegetal é removida anualmente por  
136 herbivoria (Coley e Barone, 1996) e uma proporção muito maior de folhas possui algum  
137 tipo de dano foliar (Dirzo e Dominguez, 1995). Apesar de uma perda de área foliar de  
138 14% ao ano não parecer ter importância ecológica, ela é suficiente para reduzir o *fitness*  
139 da planta – crescimento e produção de sementes, atraso no florescimento e diminuição  
140 da viabilidade das sementes (Coley e Barone, 1996). As taxas de herbivoria foliar, por

141 sua vez, são fortemente relacionadas às mudanças nas características morfo-fisiológicas  
142 de diferentes estágios ao longo da sucessão (Poorter et al., 2004).

143 Este trabalho teve como objetivo avaliar a plasticidade fenotípica em  
144 características foliares e sua influência sobre a herbivoria e o padrão de reflectância em  
145 três espécies distribuídas ao longo de um gradiente sucessional em uma FTS no norte de  
146 Minas Gerais. Especificamente, pretendemos responder às seguintes perguntas: i) As  
147 características foliares morfofisiológicas, a herbivoria e o padrão de reflectância  
148 espectral diferem entre indivíduos da mesma espécie arbórea que ocorrem em diferentes  
149 estágios sucessionais? ii) As características foliares afetam a herbivoria e os índices de  
150 reflectância foliar?

151

## 152 2. MATERIAIS E MÉTODOS

153

### 154 2.1. Área de Estudo

155 O estudo foi realizado no Parque Estadual da Mata Seca (PEMS), criado no ano  
156 de 2000 a partir da desapropriação de quatro fazendas, nas quais os principais usos do  
157 solo eram a pecuária extensiva e as plantações de feijão, milho e tomate em dois pivôs  
158 centrais de 80 ha cada. Aproximadamente 1.525 ha do PEMS são cobertos por  
159 pastagens abandonadas em estágio inicial de regeneração, enquanto o restante da área  
160 do parque apresenta-se como um mosaico de florestas secas em estágios secundário e  
161 primário, além de florestas ripárias (IEF, 2000).

162 O parque possui uma área de 15.466,44 ha e está localizado às margens do Rio  
163 São Francisco, no município de Manga, MG, entre as coordenadas 14°48'36" –  
164 14°56'59" S e 43°55'12" – 44°04'12" W. A vegetação original predominante no PEMS  
165 é a Floresta Estacional Decidual, existente em solos planos e férteis (IEF, 2000). Estas  
166 formações são tipicamente decíduas, com cerca de 90-95% de perda de folhas na  
167 estação seca do ano (maio-outubro) (Pezzini et al., 2008). O clima da região é do tipo  
168 Aw (segundo Köppen, atualizado por Peel et al., 2007), caracterizado pela existência de  
169 uma estação seca severa durante o inverno. A temperatura média na região é de 24°C  
170 (Antunes, 1994) e a precipitação média é de  $818 \pm 242$  mm (dados da estação  
171 meteorológica de Manga, a aproximadamente 10 km do PEMS).

172 Neste estudo, foram utilizadas áreas florestais em três diferentes estágios de  
173 regeneração natural, determinadas de acordo com as características estruturais verticais  
174 (número de estratos) e horizontais (densidade de árvores) da floresta, bem como o  
175 tempo decorrido desde o distúrbio e o tipo de uso anterior do solo (Madeira et al.,  
176 2009). O estágio inicial é composto principalmente por manchas esparsas de vegetação

177 lenhosa, arbustos e herbáceas, com um único estrato vertical formado por um dossel  
178 descontínuo de aproximadamente quatro metros de altura. Essa área foi utilizada como  
179 pastagem por pelo menos 20 anos e abandonada em 2000, com a criação do PEMS. O  
180 estágio intermediário apresenta dois estratos verticais. O primeiro é composto de  
181 árvores de crescimento rápido, com 10-12 m de altura, formando um dossel fechado,  
182 com algumas árvores emergentes de até 15 m. O segundo estrato é composto por um  
183 sub-bosque denso, com muitas lianas e árvores juvenis. Esta área foi utilizada como  
184 pastagem por tempo indeterminado e abandonada no final da década de 1980. O estágio  
185 tardio também apresenta dois estratos. O primeiro é formado por árvores altas,  
186 formando um dossel fechado de 18-20 m de altura e o segundo é formado por um sub-  
187 bosque esparsos com reduzida penetração de luz e baixa densidade de árvores juvenis e  
188 lianas. Não há registros de corte raso nesta área por pelo menos 50 anos. Para maiores  
189 detalhes sobre as diferenças na composição de espécies e estrutura florestal entre os  
190 estágios, veja Madeira et al., (2009).

191

## 192 **2.2. Desenho Amostral**

193 As coletas foram realizadas em parcelas de 50x20 m delimitadas em 2006 e  
194 distribuídas em todos os estágios sucessionais, para as quais dados fitossociológicos  
195 foram amostrados anualmente até 2013. Estas parcelas estão localizadas ao longo de um  
196 transecto de 5 km que atravessa áreas florestais nos três estágios sucessionais definidos  
197 acima, entre as coordenadas 14°50'-14°51' S e 43°57'-44°00 W (Madeira et al., 2009).  
198 Com base nos dados fitossociológicos, foram determinadas três espécies de plantas  
199 (CAP  $\geq$  15 cm) com alto Índice de Valor de Importância (IVI) e com representação de  
200 pelo menos nove indivíduos em cada estágio nos quais ocorreram. Dessa forma,  
201 *Poincianella pluviosa* (DC.) L. P. Queiroz (Fabaceae Caesalpinoideae) foi amostrada

202 nos três estágios, *Handroanthus ochraceus* (Cham.) Mattos (Bignoniaceae) foi  
203 amostrada nos estágios inicial e intermediário e *Handroanthus reticulatus* Mattos  
204 (Bignoniaceae) foi amostrada nos estágios intermediário e tardio. Para estas espécies,  
205 foram avaliados caracteres morfológicos e fisiológicos que afetam a reflectância  
206 espectral e a herbivoria foliar. Todas as medições foram realizadas na estação chuvosa,  
207 em janeiro de 2012, quando as plantas apresentavam folhas completamente expandidas.

208

### 209 *Coleta de dados*

210 Para a quantificação das características morfológicas e fisiológicas, foram  
211 coletadas aleatoriamente 10 folhas expostas ao sol e totalmente expandidas de cada um  
212 dos nove indivíduos previamente marcados por estágio. Todas as amostras de folhas no  
213 momento da coleta foram envoltas em papel laminado com um papel toalha umedecido  
214 para evitar a perda de umidade. Depois foram inseridas em um saco plástico,  
215 armazenadas e em recipiente térmico com gelo até o laboratório dentro do PEMS. Das  
216 10 folhas coletadas em cada um dos nove indivíduos presentes nos estágios  
217 sucessionais, 5 folhas foram para análises foliares e as outras 5 foram utilizadas para  
218 análises de pigmentos.

219

### 220 **2.3 Análises foliares**

221 As 5 folhas utilizadas nas análises foliares foram numeradas, fotografadas e  
222 pesadas em balança digital (precisão de 0,0001) ainda frescas, além de terem a  
223 espessura e reflectância foliar medidas imediatamente (até 3 horas) após a coleta. Três  
224 medidas de espessura da lâmina foliar foram tomadas (mm) com o auxílio de um  
225 paquímetro em pontos alternados da folha. Em cada ponto onde foi medida a espessura,  
226 foi tomada também uma medida de reflectância foliar. As medidas de reflectância foram



227 tomadas com espectrômetro portátil (Unispec, PP Systems, Haverhill, MA) que fornece  
228 uma extensão espectral de 350 à 1100 nm. Posteriormente, as folhas foram desidratadas  
229 em estufa a 70° por 48 h (Poorter et al., 2004) e pesadas em seguida para obter o valor  
230 de peso seco, utilizado na determinação do conteúdo (%) de água e no cálculo da  
231 esclerofilia foliar. Como medida de esclerofilia foliar, foi calculada a massa foliar  
232 específica (g/m<sup>2</sup>). A porcentagem de área foliar perdida ((Área Perdida / Área Total) \*  
233 100) foi calculada através do processamento da fotografia das folhas, por conversão  
234 binária (preto e branco) com o auxílio do software ImageJ (Rasband, 2006).

235 Os índices de reflectância escolhidos para correlação com o conteúdo de  
236 pigmentos foram NDVI e SR (Gitelson e Merzylak, 1994a), mND e mSR (Sims &  
237 Gamon, 2002), os dois últimos baseados no comprimento de onda de 705nm. Foi  
238 estimado o Índice de Água (WI) de Penuelas et al. (1993), que é um indicador direto da  
239 quantidade de água na folha.

240

## 241 **2.4 Análises de pigmentos**

242

### 243 *Conteúdo de Clorofila e Carotenóides*

244 As amostras foliares coletadas em campo para quantificação de pigmentos foram  
245 guardadas em isopor com gelo até o laboratório, onde foram congeladas a -18°C para  
246 análises futuras. Seguindo método adaptado de Hiscox e Israelstam (1979), cada  
247 amostra de 0,1g de tecido foliar em frações foi colocada em um tubo com  
248 dimetilsulfóxido (DMSO, 99,9%) tampado, que foi submetido a banho-maria a 65°C. O  
249 tempo de incubação necessário para a extração dos pigmentos foi determinado para cada  
250 espécie em testes preliminares e foi considerado completo quando as amostras de folhas  
251 tornaram-se visualmente transparentes. Posteriormente, os extratos foram submetidos a

252 análises de absorção e, como a região do azul não pode ser usada devido à presença de  
253 carotenóides (Mackinney, 1941), a absorbância foi medida a 645 e 663nm para as  
254 clorofilas *b* e *a*, respectivamente, e a 470nm para o conteúdo de carotenóides. Os  
255 valores de absorbância foram lidos utilizando-se um espectrofotômetro (Femto 700  
256 Plus).

257 Hiscox & Israelstam (1979) encontraram os mesmos padrões de absorção para  
258 os extratos de clorofila com DMSO e acetona, utilizando, portanto, as equações de  
259 Arnon (1949) para calcular e quantificar os conteúdos de clorofilas *a*, *b* e total. A  
260 estimativa de carotenóides totais foi feita a partir dos mesmos extratos usados para as  
261 clorofilas, utilizando a equação de Lichtenthaler & Wellburn (1983). Da mesma forma,  
262 os conteúdos de clorofila e carotenóides foram calculados a partir destas equações e  
263 então convertidos em termos de concentração e expressos em miligrama (mg) de  
264 clorofila e carotenóides por grama (g) de tecido foliar

265

### 266 **2.3. Análises Estatísticas**

267 Para testar o efeito do estágio sucessional nas características foliares  
268 quantitativas, na herbivoria e nos índices espectrais das três espécies estudadas, foram  
269 construídos modelos lineares generalizados (GLMs) (Crawley, 2002). Os conteúdos de  
270 clorofila *a*, *b* e total e carotenóides, esclerofilia, herbivoria, conteúdo de água da lâmina  
271 foliar e os índices de reflectância espectral (mND705, mSR705 e WI) foram utilizados  
272 como variáveis-resposta e o estágio sucessional foi utilizado como variável explicativa.  
273 Os modelos foram submetidos a análises de resíduos para avaliar a adequação do  
274 modelo de distribuição de erros (Crawley, 2007). Para as variáveis explicativas com  
275 mais de dois níveis foram ajustados os modelos mínimos e a significância avaliada por  
276 meio da omissão de variáveis não significativas e do agrupamento de variáveis

277 estatisticamente não significativas, através de análises de contraste a partir do modelo  
278 completo (método *backward*).

279       Para verificar se os índices foram influenciados pelas características foliares  
280 fisiológicas (pigmentos e água) análises de regressão linear foram construídas sem  
281 diferenciação de espécies e estágios. Os índices foram utilizados como variáveis-  
282 resposta e os conteúdos de clorofila *a*, *b*, total carotenóides e água foram utilizadas  
283 como variáveis explicativas. Os modelos construídos foram submetidos a uma análise  
284 de resíduos para a adequação da distribuição de erros (Crawley, 2007).

285       Para verificar se a intensidade de herbivoria é influenciada pela esclerofilia,  
286 clorofila *a*, *b* e total e pelo conteúdo água também foram construídos modelos lineares  
287 generalizados (GLMs) sem diferenciação de espécies e estágios. A herbivoria foi  
288 utilizada como variável-resposta e a esclerofilia, clorofila *a*, *b* e total e o conteúdo de  
289 água como variáveis explicativas. Os modelos construídos foram submetidos a uma  
290 análise de resíduos para a adequação da distribuição de erros (Crawley, 2007). Em todos  
291 os casos, a análise de contraste foi empregada posteriormente nos modelos  
292 significativos a fim de unir os níveis de variáveis explicativas que não diferiam  
293 significativamente (Crawley, 2007). Os modelos finais obtidos foram comparados com  
294 um modelo nulo a fim de testar sua significância.

295       Para cada variável foram utilizados os valores médios por indivíduo nas análises  
296 estatísticas. Todas as análises e a crítica aos modelos foram realizadas através do  
297 software R (R Development Core Team 2013).

298

### 299 3. RESULTADOS

300 Todas as características foliares analisadas no presente estudo foram  
301 influenciadas pelo estágio sucessional pelo menos para uma das espécies consideradas  
302 (Tabela 1). A espécie *H. ochraceus*, presente nos estágios inicial e intermediário de  
303 sucessão apresentou maiores valores para os conteúdos de água e pigmentos no estágio  
304 inicial, já a espécie *H. reticulatus*, estudada nos estágios intermediário e tardio mostrou  
305 valores superiores para o estágio tardio em relação ao estágio intermediário para esses  
306 componentes. Os valores médios de reflectância foram sempre mais elevados para o  
307 estágio inicial (Figura 1A-D) Essa variação está mais evidente para *H. ochraceus*, que  
308 apresentou maiores valores de reflectância no estágio inicial em relação ao estágio  
309 intermediário tanto para a região do visível quanto para as regiões do infra-vermelho e  
310 infra-vermelho próximo (Figura 1C).

311 Para *P. pluviosa*, a porcentagem de dano foliar, esclerofilia e conteúdo de água  
312 não diferiram entre estágios sucessionais (Figura 2; Tabelas 1 e 2). Por outro lado,  
313 conteúdos de clorofila *a*, *b*, total e carotenóides nessa espécie foram influenciadas pelo  
314 estágio sucessional. O conteúdo de clorofila *a* não apresentou diferença significativa  
315 entre os estágios inicial e intermediário, sendo esses valores maiores em relação ao  
316 estágio tardio (Tabela 2). O conteúdo de clorofila *b* e total variaram significativamente  
317 entre todos os estágios, apresentando valores mais altos no intermediário em relação aos  
318 estágios inicial e tardio. O conteúdo de carotenóides não variou significativamente entre  
319 os estágios inicial e tardio, mas foi significativamente menor nos indivíduos do estágio  
320 intermediário (Tabela 2). Para *P. pluviosa*, o mND705 não apresentou diferença  
321 significativa entre os estágios inicial e intermediário, sendo esses valores maiores em  
322 relação ao estágio tardio. O mSR705 apresentou diferença entre todos os estágios, sendo  
323 os maiores valores apresentados no estágio inicial, seguido pelos estágios intermediário

324 e tardio. O WI não diferiu entre os estágios inicial e tardio, mas foi maior nesses dois do  
325 que no estágio intermediário.

326 Para *H. ochraceus*, a esclerofilia, conteúdos de clorofila *b* e total e carotenóides  
327 não diferiram entre estágios sucessionais. Entretanto, o conteúdo de água e clorofila *a*  
328 foram maiores para o estágio inicial em relação ao estágio intermediário (Tabela 2) e a  
329 porcentagem de dano foliar foi maior no estágio intermediário que no estágio inicial  
330 (Figura 2). Para essa espécie, o mND705 e o mSR705 foram significativamente maiores  
331 no estágio inicial em relação ao estágio intermediário e o WI foi maior para o estágio  
332 intermediário.

333 Para *H. reticulatus*, das características foliares avaliadas, somente a porcentagem  
334 de dano foliar não foi influenciada pelo estágio sucessional (Figura 2). A esclerofilia foi  
335 maior para o estágio intermediário e os conteúdos de clorofila *a*, *b*, total, carotenóides e  
336 água foram significativamente maiores no estágio tardio em relação ao estágio  
337 intermediário. Nenhum dos índices espectrais estudados apresentou diferença  
338 significativa entre os estágios para essa espécie (Tabelas 1 e 2).

339 Os índices espectrais avaliados no presente estudo se correlacionaram de forma  
340 diferente com os caracteres fisiológicos considerados (conteúdos de pigmentos e água)  
341 (Tabela 3). Os índices NDVI, mND705, SR e mSR705 foram influenciados  
342 positivamente pelos conteúdos de clorofila *a*, *b* e total (Figura 3A-L). Entretanto, o  
343 conteúdo de carotenóides não mostrou relação com nenhum desses índices. Por sua vez,  
344 o conteúdo de água também não influenciou os valores do índice WI ( $P \geq 0.05$ ).

345 A porcentagem de área foliar perdida não foi influenciada por nenhuma das  
346 características foliares avaliadas no presente estudo ( $P \geq 0.05$  para todas).

#### 347 4. DISCUSSÃO

348

##### 349 *Características foliares*

350 As características foliares analisadas mostraram plasticidade fenotípica entre  
351 estágios sucessionais para as três espécies estudadas, com diferentes intensidades e  
352 padrões para cada espécie. No caso de *H. reticulatus*, todas as seis variáveis  
353 morfofisiológicas (excluindo a porcentagem de dano foliar e os índices espectrais)  
354 variaram significativamente entre os estágios. Em *H. ochraceus*, a variação entre  
355 estágios também foi observada, porém, para apenas duas dessas variáveis juntamente  
356 com a porcentagem de dano foliar e os índices espectrais. Para *P. pluviosa*, encontrada  
357 nos três estágios sucessionais, diferenças foram observadas para quatro das variáveis  
358 morfofisiológicas, bem como e para os índices espectrais. A relação de plasticidade  
359 fenotípica entre estágios sucessionais tem sido observada em outros estudos (Bazzaz e  
360 Caelson, 1982; Souza e Válio, 1999). Espécies que apresentam maior plasticidade em  
361 caracteres que estejam ligados à sobrevivência apresentam vantagens adaptativas em  
362 ambientes instáveis, heterogêneos ou de transição (Cardoso e Lamônaco, 2003), como é  
363 o caso das FTSs no Brasil.

364 A esclerofilia não sofreu influência do estágio sucessional para *P. pluviosa* e *H.*  
365 *ochraceus*, sugerindo que essa característica não pode ser considerada como uma  
366 adaptação fenotípica aos estágios sucessionais da FTS estudada. Plantas de florestas  
367 tropicais úmidas e temperadas, por sua vez apresentam baixa esclerofilia como  
368 característica peculiar de espécies pioneiras (Coley et al., 1985; Navas et al., 2003). Isso  
369 ocorre porque essas espécies não investiriam em defesas químicas, como fibras, ligninas  
370 e compostos fenólicos para manutenção das folhas de vida curta e com baixo custo  
371 inicial de construção (Coley et al., 1985; Reich et al., 1992; Poorter et al., 2004). O

372 padrão inverso seria observado para espécies tardias. Uma vez que em FTSs quase todas  
373 as espécies apresentam folhas de vida curta, como resultado de uma estação seca bem  
374 definida, é provável que este padrão sucessional clássico, típico de florestas tropicais  
375 úmidas, não se aplique a FTS (Faccion, 2011).

376 Entretanto, para *H. reticulatus* a esclerofilia foi maior no estágio intermediário  
377 quando comparada ao tardio, o que pode estar relacionado à menor quantidade  
378 nutrientes nesse ambiente (Espírito-Santo et al., 2013). Em ambientes com solos pobres  
379 em nutrientes mas alta disponibilidade de luz, as plantas crescem pouco e acumulam o  
380 excesso de carbono da fotossíntese, acarretando o espessamento da parede celular e  
381 conseqüentemente folhas mais esclerófilas (Loveless, 1961; Gonçalves-Alvim et. al.  
382 2006). Ambientes como o cerrado brasileiro, que apresenta solos oligotróficos e alta  
383 radiação solar, apresentam uma maior esclerofilia quando comparados à FTS (Lucas,  
384 1991; Neves et al., 2010).

385 O conteúdo de água não variou ao longo dos estágios sucessionais para *P.*  
386 *pluviosa*. Já para os indivíduos de *H. ochraceus* e *H. Reticulatus*, o conteúdo de água foi  
387 menor no estágio intermediário, onde a umidade do solo também é menor do que nos  
388 estágios inicial e tardio (Sanchez-Azofeifa, dados não publicados). Sabe-se que a  
389 quantidade de água armazenada na folha é fortemente influenciado pela disponibilidade  
390 de água no solo e sua capacidade de reter esse componente (Rennó e Soares, 2010).  
391 Vários fatores podem afetar a capacidade de retenção de água no solo, como a  
392 granulometria e o relevo (Santos, 2013). De fato, as áreas do estágio inicial e tardio  
393 utilizadas no presente trabalho estão localizadas em áreas de relevo mais baixo (maior  
394 proximidade do lençol freático) do que as áreas do estágio intermediário. Além disso, a  
395 interceptação de chuva pelo dossel da floresta no estágio intermediário é maior (T. G.  
396 Silva, dados não publicados), assim a quantidade de água que chega ao solo nesse

397 estágio também é menor. Dessa maneira, a quantidade de água nas folhas pode ser  
398 considerado um componente da plasticidade fenotípica em resposta às condições hídricas  
399 do solo para *H. ochraceus* e *H. reticulatus* nesta FTS.

400 Os níveis de clorofila mostraram padrões conflitantes entre as espécies  
401 estudadas. O conteúdo de clorofila *a*, *b* e total em indivíduos de *P. pluviosa* foi maior  
402 para o estágio intermediário, enquanto o contrário foi observado para *H. ochraceus* e *H.*  
403 *reticulatus*. O teor de clorofila foliar está diretamente relacionado aos níveis de  
404 nitrogênio no solo, pois este nutriente participa da constituição de aminoácidos,  
405 proteínas, enzimas e clorofila (Tucker, 2004; Bojovic e Markovic 2009; Nogueira et al.,  
406 2010). De fato, os solos dos estágios inicial e tardio apresentam maior concentração de  
407 nitrogênio (2,0 g/kg e 2,2 g/kg, respectivamente) em relação ao solo do estágio  
408 intermediário (1,7 g/kg,  $P < 0,01$ ) (Espírito-Santo et al., 2013). Em estudo realizado em  
409 uma cronossequência de florestas tropicais úmidas, Gruner e colaboradores (2003)  
410 também encontraram maiores teores de nitrogênio foliar em florestas em estágios  
411 intermediários. Estudos ainda se fazem necessários para compreender se a diferenciação  
412 no conteúdo de clorofila entre as espécies e estágios seria um comportamento  
413 fisiológico característico das famílias ou uma adaptação fenotípica à disponibilidade de  
414 nitrogênio nos solos de FTS.

415 O conteúdo de carotenóides foi menor no estágio intermediário para as três  
416 espécies estudadas, apesar de não ter havido diferença estatisticamente significativa  
417 para *H. ochraceus*. Carotenóides são pigmentos acessórios que auxiliam na captação de  
418 luz e na proteção das plantas contra espécies reativas de oxigênio (Demming-Adams et  
419 al., 1990,1996). Gitelson e Merzlyak (1991) relacionaram o conteúdo de carotenóides,  
420 especificamente sua proporcionalidade com a clorofila, à senescência foliar, ou seja,  
421 plantas com folhas senescentes ou sob stress tenderiam a aumentar sua proporção de



422 carotenóides em relação à clorofila. Entretanto, essa informação deve ser tratada com  
423 cautela em relação as FTS, por ser uma floresta especial em relação a deciduidade e  
424 sazonalidade. Especificamente para *P. pluviosa* em outros estudos na mesma floresta no  
425 ano de 2010, (A. Mendes, dados não publicados) foram encontrados os menores valores  
426 médios de vida foliar no estágio intermediário, seguido pelo estágio tardio e inicial,  
427 condizente com os valores de carotenóides encontrados neste estudo.

428

#### 429 *Herbivoria*

430 A herbivoria ainda é um fator desafiador no tocante as suas variações entre  
431 espécies e estágios em FTSs. Neste estudo, a porcentagem de dano foliar não diferiu  
432 entre estágios para *P. pluviosa* e *H. reticulatus*. Estudos anteriores nas mesmas parcelas,  
433 conduzidos no nível de comunidade vegetal, demonstraram que a herbivoria varia  
434 significativamente entre estágios ao longo de anos, além apresentar variações  
435 idiossincráticas no nível de espécie de planta (H. S. Silva e M. M. Espírito-Santo, dados  
436 não publicados). Entretanto, para *H. ochraceus*, foi observado maior dano foliar em  
437 indivíduos do estágio intermediário, mesmo resultado encontrado por Silva e  
438 colaboradores (2012) nas mesmas parcelas. É possível que o aumento da interligação  
439 entre as copas das árvores no dossel possa facilitar a dispersão de diferentes espécies de  
440 insetos generalistas. Um dossel contínuo e heterogêneo facilitaria o encontro de  
441 recursos, principalmente por herbívoros da família Crysomelidade, que respondem  
442 efetivamente a uma maior disponibilidade de folhas novas (Neves, 2005; Campos et al.,  
443 2006). Isso poderia explicar a taxa de herbivoria ligeiramente maior no estágio  
444 intermediário, onde a presença de lianas em grande abundância aumenta a conectividade  
445 do dossel (Madeira et al., 2009).

446 A porcentagem de herbivoria não apresentou correlação com os conteúdos de  
447 clorofila e água para nenhuma das espécies estudadas. Geralmente, folhas com maior  
448 conteúdo de clorofila também possuem mais nitrogênio (Piekielek e Fox, 1992; Smeal e  
449 Zhang, 1994; Booij et al., 2000), um nutriente limitante na dieta dos insetos herbívoros,  
450 assim como o conteúdo de água (Jansen e Waterman, 1984; Filip et al., 1995; Boege,  
451 2004). Entretanto, a intensidade de herbivoria é afetada por diversos fatores top-down e  
452 bottom-up (Power, 1992; Scherber et.al., 2010). É provável que as taxas de herbivoria  
453 estão relacionadas a outros componentes como compostos fenólicos não analisados  
454 neste estudo (Gershenson, 1983).

455

#### 456 *Índices de reflectância*

457 As correlações entre índices de reflectância espectral e conteúdo de pigmentos  
458 foliares sugerem que o uso de tais índices pode ser útil para estimativas remotas de  
459 diversos parâmetros ecológicos. Houve correlação positiva tanto entre conteúdos de  
460 clorofilas *a*, *b* e total e os índices modificados (mND e mSR) como para os índices  
461 tradicionais (NDVI e SR). Os valores de  $R^2$  mostraram-se mais elevados para o NDVI,  
462 mND e SR correlacionados ao conteúdo de clorofila *b*. A adaptação do índice de  
463 diferença normalizada (ND) e do índice de razão simples (SR) foi feita por Sims e  
464 Gamon (2002) para retirar o efeito da queda de absorção em 445 nm para clorofilas e  
465 carotenóides. Folhas com pouca superfície de reflectância apresentam boas correlações  
466 com SR705 e clorofila, enquanto folhas com alta superfície de reflectância não  
467 apresentam correlação entre SR705 e clorofila (Sims e Gamon 2002). Neste estudo, o  
468 maior número de correlações entre o conteúdo de clorofilas e os índices modificados  
469 corrobora outros estudos que utilizam os mesmos tipos de índice. Castro & Sanchez-  
470 Azofeifa (2008) encontraram fortes correlações entre pigmentos e mND705 e mSR705

471 tanto em folhas de sol como folhas de sombra. Os valores do mND 705 e o conteúdo de  
472 pigmentos foi diretamente proporcional para *H. reticulatus* e *H. ochraceus*. Outros  
473 estudos também observaram proporção direta entre os índices modificados e o conteúdo  
474 de clorofila, tanto em condições naturais como nos experimentos de laboratório (Maire  
475 et al., 2004; Carvalho, 2005).

476 O WI (R900/R970) ao contrário do esperado, não sofreu influência dos  
477 conteúdos de água da folha. Peñuelas et al., (1997) encontraram forte correlação entre o  
478 WI e o conteúdo de água da planta em estudos com espécies de clima mediterrâneo e  
479 com boa disponibilidade de água. No sensoriamento remoto este índice é utilizado para  
480 identificação de corpos d'água, mas sabe-se que interações da energia luminosa  
481 incidente com a água são complexas e dependem de uma série de fatores como a  
482 reflexão especular (rugosidade da superfície), tipo e concentração de materiais (clorofila  
483 e nutrientes) e variáveis climatológicas que alteram o seu comportamento espectral  
484 (Chuvieco, 1990).

485

## 486 **5. CONCLUSÃO**

487

488 Os resultados obtidos nesse trabalho contribuem para a biblioteca de assinaturas  
489 espectrais das espécies mais representativas nessa FTS, o que pode servir de validação  
490 para monitoramento da vegetação via sensores remotos. Através desses dados é  
491 possível, utilizando modelagem, colaborar com o monitoramento por sensoriamento  
492 remoto das regiões de FTS que são altamente ameaçadas por distúrbios antrópicos e  
493 naturais. Foi possível inferir a expressão de plasticidade fenotípica das espécies  
494 estudadas através das características foliares ao longo dos estágios sucessionais o que é  
495 de fundamental importância para o estudo da sobrevivência e estabelecimento dessas

496 espécies sob as diferentes condições ambientais. Estudos que avaliem a histologia das  
497 folhas dessas espécies ainda são necessários para melhor compreensão da utilização da  
498 luz pelas espécies e assim pela comunidade de plantas em FTSs. Estudos mais  
499 abrangentes, também são importantes para entender qual o real mecanismo de regulação  
500 bem como a implicação da herbivoria nas espécies de FTS.

501

502 **6. REFERÊNCIAS**

503

504 Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Avila-Cabadilla, L. D.,  
505 Gamon, J. A. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees  
506 during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American*  
507 *Journal of Botany* 99 (5), 816-826.

508 Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., Barrera, E. 2008. Remote sensing and plant  
509 functional groups: physiology, ecology, and spectroscopy in tropical systems.  
510 Pp. 27-45. In M. Kalácska & G. A. Sanchez-Azofeifa (Eds.), *Hyperspectral*  
511 *remote sensing of tropical and subtropical forests*. CRC Press, Boca Raton.

512 Antunes, F.Z. 1994. Caracterização climática do Estado de Minas Gerais: climatologia  
513 agrícola. *Informe Agropecuário* 17, 9-13.

514 Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta*  
515 *vulgaris*. *Plant Physiology*. 24(1), 1-15.

516 Asner, G. P. 1998. Biophysical and biochemical sources of variability in canopy  
517 reflectance. *Remote Sensing of Environment*. 64,234-253.

518 Bazzaz, F. A. e Carlson, R. W. 1982. Photosynthetic acclimation to variability in the  
519 light environment of early and late successional plants. *Oecologia* 54:313-316.

520 Boege, K. 2004. Induced responses in three tropical dry forest plant species – direct and  
521 indirect effects on herbivory. *Oikos*. 107, 541-548

522 Bojović, B. e Marković, A. 2009. Correlation between nitrogen and chlorophyll content  
523 in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Kragujevac Journal of Science*, 31, 69-74.

524 Booij, R., Valenzuela, J. L., Aguilera, C. 2000. Determination of crop nitrogen status  
525 using non-invasive methods. In: Haverkort, A.J.; Mackerron, D.K.L. (Eds.).  
526 *Management of nitrogen and water in potato production*. The Netherlands,

527 Wageningen Pers, pp. 72-82.

528 Bryant, J. P., Chapin III, F. S., Klein, D. R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal  
529 plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*. 40, 357-368.

530 Campbell, G. S., Norman, J. M. 1998. An Introduction to Environmental Biophysics.  
531 Springer - Verlag New York. 2nd ed. 306p.

532 Campos, R. I., Vasconcelos, H. L., Ribeiro, S. P., Neves, F.S., Soares, J. P. 2006.  
533 Relationship between tree size and insect assemblages associated with  
534 *Anadenanthera macrocarpa*. *Ecography*. 29, 442-450.

535 Cardoso, G. L. e Lamônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de  
536 *Eugenia Calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-  
537 vereda. *Revista Brasileira de Botânica*. 26 (1).

538 Carter, G. A., Knapp, A. K. 2001. Leaf optical properties in higher plants: linking  
539 spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. *American*  
540 *Journal of Botany*. 88, 677-684.

541 Castro, K. L. e Sanchez-Azofeifa, G. A. 2008. Changes in Spectral Properties,  
542 Chlorophyll Content and Internal Mesophyll Structure of Senescing *Populus*  
543 *Balsamifera* and *Populus tremuloides* Leaves. *Sensors* 8, 51-69.

544 Castro-Esau, K. L., Sanchez-Azofeifa, G. A., Rivard, B., Wright, S. J., Quesada, M.  
545 2006. *American Journal of Botany*. 93(4): 517-530.

546 Castro-Esau, K. L., Sanchez-Azofeifa, G. A., Caelli, T. 2004. Discrimination of lianas  
547 and trees with leaf-level hyperspectral data. *Remote Sensing of Environment*.

548 Castro-Esau, K. L., Sánchez-Azofeifa, G. L., Rivard, B., Wright, S. J., Quesada, M.  
549 2005. Variability in leaf optical properties of Mesoamerican trees and the  
550 potential for species classification. *American Journal of Botany*. 93, 517-530.

551 Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession, in: Carson,  
552 W. P., Schnitzer, S. A. (Eds.), Tropical Forest Community Ecology. Wiley-  
553 Blackwell., Oxford, pp. 384-408.

554 Coley, P. D., Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. Annu  
555 Rev Ecol Syst. 27, 305-335.

556 Coley, P. D., Bryant, J. P., Chapin, F.,S. 1985. Resource availability and plant  
557 antiherbivore defense. Science. 230(4728), 895-899.

558 Cornwell , W. K., Ackerly, D. D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait  
559 distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecological  
560 Monographs. 79, 109-126 .

561 Crawley, M. J. 2007. Statistical computing-an introduction to data analysis using s-plus.  
562 John Wiley & Sons, London, UK.

563 Dias, J., Pimenta, J. A., Medri, M. E., Boeger, M. R. T., Freitas, C. T. 2007.  
564 Physiological aspects of sun and shade leaves of *Lithraea molleoides*  
565 (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). Brazilian Archives of Biology and Technology.  
566 50(1), 91-99.

567 Demmig-Adams B; Adams, W. W.; Heber, U.; Neimanis, S.; Winter, k.; Kruger A,  
568 Czygan F. C.; Bliger, W.; Bjorkman, O. 1990. Inhibition of Zeaxanthin  
569 Formation and of Rapid Changes in Radiationless Energy Dissipation by  
570 Dithiothreitol in Spinach Leaves and Chloroplasts. Plant Physiology 92:293-301.

571 Demmig-adams B; Adams, W. W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in  
572 the protection of photosynthesis. Trends in Plant Science 1(1):21-26.

573 Dirzo, R., Domínguez, C. A. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican  
574 tropical dry forest, in: Bullock, S. H., Mooney, A., Medina, E. (Eds.), Seasonally  
575 Dry Tropical Forest. Cambridge University Press, Cambridge, pp.304-309.

576 Espírito-Santo, M. M., Leite, L. O., Neves, F. S., Nunes, Y. R. F., Borges, M. A.  
577 Z., Falcão, L. A. D., Pezzini, F. F., Berbara, R., Valerio, H. M., Fernandes, G.  
578 W., Leite, M. R., Clemente, C. M. S., Leite, M. E. Tropical dry forests of  
579 Northern Minas Gerais, Brazil: diversity, conservation status and natural  
580 regeneration. In: G. A. Sanchez-Azofeifa, J. S. Powers, G. W. Fernandes, M.  
581 Quesada. (Org.). Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation,  
582 and Management. 1ed. Boca Raton: CRC Press, 2013, v. , p. 69-82.

583 Faccion, G. 2011. Características foliares de espécies arbóreas e sucessão ecológica em  
584 uma floresta tropical seca. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de  
585 Montes Claros (UNIMONTES), Montes claros, Minas Gerais.

586 Filip, V., Dirzo, R. J., Maass, M., Sarukhán, J. 1995. Within-and among-year variation  
587 in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican tropical  
588 deciduous forest. *Biotropica*. 27,78-86.

589 Gershenson, J., Mabry, T. J. 1983. Secondary metabolites and the higher  
590 classification of angiosperms. *Nordic Journal of Botany*. 3, 5-34.

591 Gitelson, A. A., Merzylac, M. N. 1994. Spectral reflectance changes associate with  
592 autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L.  
593 leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *Journal of Plant*  
594 *Physiology*. 143, 286-292.

595 Gonçalves-Alvim, S. J., Korndorf, G., Fernandes, G. W. 2006. Sclerophylly in *Qualea*  
596 *parviflora* (Vochysiaceae): influence of herbivory, mineral nutrients, and water  
597 status. *Plant Ecology*. 187(2), 153-162.

598 Grant, L. 1987. Diffuse and specular characteristics of leaf reflectance. *Remote Sensing*  
599 *of Environment*. 22, 309-322.



600 Gruner, D. S., Polhemus, D. A. 2003. Arthropod assemblages across a long  
601 chronosequence in the Hawaiian island. in: Basset, Y., Novotny, V., Miller, S.,  
602 Kitching, R. (Eds.), *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics*  
603 *and resource use in the canopy*. Cambridge University Press, Cambridge, pp135-  
604 145.

605 Herms, D. A., Mattson, W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Q Rev*  
606 *Biol.* 67, 283-335.

607 Hiscox, J., Israelstam, G. F. 1979. A method for the extraction of chlorophyll from leaf  
608 tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany.* 57(12): 1332–1334.

609 IEF - Instituto Estadual de Florestas. 2000. Parecer técnico para a criação do Parque  
610 Estadual da Mata Seca. Relatório técnico, Belo Horizonte, Minas Gerais.

611 Kalácska, M. E. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Calvo-Alvarado, J. C., Rivard, B.,  
612 Quesada, M. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index  
613 and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forests.  
614 *Biotropica.* 37, 486–496.

615 Lichtenthaler, H., Wellburn, A. 1983. Determinations of total carotenoids and  
616 chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society*  
617 *Transactions.* 603,591-592.

618 Mackinney, G. 1941. Absorption of light by chlorophyll solutions. *The Journal of*  
619 *Biological Chemistry.* 140, 315-322.

620 Madeira, B. G., Espírito-Santo, M. M., D'Ângelo-Neto, S., Nunes, Y. R. F., Sánchez-  
621 Azofeifa, G. A., Fernandes, G. W., Quesada, M., 2009. Changes in tree and liana  
622 communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-  
623 eastern Brazil. *Plant Ecology.* 201(1), 291-304.

- 624 Messier, J, McGill B. J., Lechowicz, M. J. 2010. How do traits vary across ecological  
625 scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*. 13(7), 838-848.
- 626 Neves, F. S. 2005. Efeitos da estrutura do habitat sobre insetos herbívoros associados ao  
627 dossel. Dissertação de Mestrado em Entomologia, Universidade Federal de  
628 Viçosa, Viçosa, Minas Gerais.
- 629 Nogueira, P. D. M., Sena Júnior, D. G., Ragagnin, V. A. 2010. Clorofila foliar e  
630 nodulação em soja adubada com nitrogênio em cobertura. *Global Science  
631 Technology*. 3(2), 117-124.
- 632 Peel, M. C., Finlayson, B. L., McMahon, T. A. 2007. Updated world map of the  
633 Köppen-Geiger climate classification. *Hydrological Earth Systematic Science*.  
634 11(2), 1633-1644.
- 635 Peeters, P. J. 2002. Correlations between leaf structural traits and the densities of  
636 herbivorous insect guilds. *Biological Journal of the Linnean Society* 77: 43-65.
- 637 Pezzini, F. F., Brandão, D., Ranieri, B. D., Espírito-Santo, M. M., Jacobi, C. M.,  
638 Fernandes, G. W. 2008. Polinização, dispersão de sementes e fenologia de  
639 espécies arbóreas no Parque Estadual da Mata Seca. *MG Biota*. 1,37-45.
- 640 Piekielek, W. P., Fox, R.H. 1992. Use of a chlorophyll meter to predict sidedress  
641 nitrogen requirements for maize. *Agronomy Journa*. 84,59-65.
- 642 Poorter, L., Plassche, M., Willems, S., Boot, R. G. A. 2004. Leaf traits and herbivory  
643 rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology*. 6(6),  
644 746-754.
- 645 Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K. E., Avila-  
646 Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M. M., Fagundes,  
647 M. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas

648 Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*. 258(6),1014-  
649 1024.

650 R Development Core Team 2008. R: A language and environment for statistical  
651 computing. R Foundation for Statistical Computing, <http://www.R-project.org>.

652 Rasband, W. S. 2006. ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland,  
653 <http://rsb.info.nih.gov/ij>.

654 Reich, P. B., Walters, M. B., Ellsworth, D. S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf,  
655 plant and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological*  
656 *Monographs*. 62, 365-392.

657 Rennó, C. D., Soares, J. V. 2010. Modelos hidrológicos para Gestão Ambiental.  
658 Programa de Ciência e Tecnologia para Gestão de Ecossistemas. Ação  
659 “Métodos, modelos e geoinformação para a gestão ambiental”. Ministério da  
660 ciência e Tecnologia. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – INPE.

661 Roberts, D. A., Ustin, S. L., Ogunjemiyo, S., Greenberg, J., Dobrowski, S. Z., Chen, J.  
662 Q., Hinckley, T. M. 2004. Spectral and structural measures of northwest forest  
663 vegetation at leaf to landscape scales. *Ecosystems*. 7, 545-562.

664 Ronce, O., Brachet, S., Olivieri, I., Gouyon, P. H., Clobert, J. 2005. Plastic changes in  
665 seed dispersal along ecological succession: theoretical predictions from an  
666 evolutionary model. *Journal of Ecology*. 93, 431-440.

667 Sánchez-Azofeifa, G. A., Kalácska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J. C., Nassar, J.  
668 M., Rodrigues, J. P. 2005. Need for integrated research for a sustainable future  
669 in tropical dry forests. *Conservation Biology*. 19,285-286.

670 Sanson, G., Read, J., Aranwela, N., Clissold, F., Peeters, P. 2001. Measurement of leaf  
671 biomechanical properties in studies of herbivory: opportunities, problems and  
672 procedures. *Austral Ecology*. 26,535-546.

673 Santos, H. G. (Org.); Jacomine, P. K. T. (Org.); Anjos, L. H. C. (Org.); Oliveira, V. A.  
674 (Org.); Lumbreras, J. F. (Org.); Coelho, M. R. (Org.); Almeida, T. J. F. (Org.).  
675 Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 3a. ed. Brasília-DF: Embrapa  
676 Solos, 353p. 2013.

677 Silva, J. O., Espírito-Santo, M. M., Melo, G. A. 2012. Herbivory on *Handroanthus*  
678 *ochraceus* (Bignoniaceae) along a successional gradient in a tropical dry forest.  
679 *Arthropod-Plant Interactions*. 6,45-57.

680 Silva, J. V. 2010. Padrões de organização e atributos funcionais de plantas em  
681 comunidades em estágio inicial e avançado de sucessão em Floresta com  
682 Araucária. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do  
683 Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul.

684 Sims, D. A., Gamon, J. A. 2002. Relationships between leaf pigment content and  
685 spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and  
686 developmental stages. *Remote Sensing of Environment*. 81, 337-354.

687 Smeal, D. E., Zhang, H. 1994. Chlorophyll meter evaluation for nitrogen management  
688 in corn. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 25,1495-1503.

689 Tucker, M. 2004. Primary nutrients and plant growth, in: *Essential Plant Nutrients*  
690 (SCRIBD, Ed.). North Carolina Department of Agriculture.

691 Tabela 1. Análise de *Deviance* do modelo mínimo adequado, mostrando os efeitos dos estágios sucessionais (inicial, intermediário e tardio) na  
 692 herbivoria, esclerofilia, conteúdos de água, clorofila *a*, *b*, total e carotenóides das espécies estudadas no PEMS.

Variáveis Resposta	<i>Poeicianella pluviosa</i>			<i>Handroanthus ochraceus</i>			<i>Handroanthus reticulatus</i>		
	GL	Deviance	P	GL	Deviance	P	GL	Deviance	P
Herbivoria	2	65.958	ns	1	39.896	< 0,05	1	7.580	ns
Esclerofilia	2	18.253	ns	1	503.110	ns	1	1428.900	< 0,05
Conteúdo de água	2	156.200	ns	1	43.836	< 0,05	1	28.117	< 0,05
Clorofila a	2	0.478	< 0,05	1	0.118	< 0,05	1	0.175	< 0,05
Clorofila b	2	4.869	< 0,05	1	0.014	ns	1	0.288	< 0,05
Clorofila total	2	8.376	< 0,05	1	0.212	ns	1	0.912	< 0,05
Carotenóides	2	12.397	< 0,05	1	0.190	ns	1	8.028	< 0,05
mND705	2	0.104	< 0,05	1	0.006	< 0,05	1	0.0001	ns
mSR705	2	0.365	< 0,05	1	0.097	< 0,05	1	0.0009	ns
WI	2	0.002	< 0,05	1	0.011	< 0,05	1	2.52E-08	ns

693 Os níveis dos estágios sucessionais estatisticamente não significativos foram agrupados na análise de contraste a partir do modelo completo.  
 694  
 695

696 Tabela 2. Características fisiológicas (conteúdo de clorofila *a*, *b* e total, conteúdo de carotenóides e água) e característica morfológica  
 697 (esclerofilia foliar) para as espécies *P. pluviosa* estudada nos estágios inicial, intermediário e tardio; *H. ochraceus* estudada nos estágios inicial e  
 698 intermediário e *H. reticulatus* presente nos estágios intermediário e tardio, todas no Parque Estadual da Mata Seca.

	ESTÁGIOS SUCESSIONAIS	Esclerofilia (g/m <sup>2</sup> )	CARACTERÍSTICAS FISIOLÓGICAS				Carotenóides (mg/g)	mND705	mSR705	WI
			Água (%)	Clorofila a (mg/g)	Clorofila b (mg/g)	Clorofila Total (mg/g)				
<i>P. pluviosa</i>	Inicial	85.95 ± 5.01 a	67.34 ± 0.96 a	1.77 ± 0.081 a	1.51 ± 0.092 a	3.28 ± 0.152 a	1.92 ± 0.357 a	0.510 ± 0.017 a	0.623 ± 0.024 a	1.02 ± 0.003 a
	Intermediário	87.82 ± 5.57 a	62.04 ± 1.23 a	1.94 ± 0.040 a	2.17 ± 0.135 b	4.12 ± 0.160 b	0.584 ± 0.558 b	0.526 ± 0.017 a	0.462 ± 0.019 b	1.00 ± 0.003 b
	Tardio	87.52 ± 5.46 a	62.45 ± 3.08 a	1.61 ± 0.066 b	1.15 ± 0.073 c	2.76 ± 0.137 c	2.20 ± 0.082 a	0.387 ± 0.017 b	0.339 ± 0.033 c	1.02 ± 0.006 a
<i>H. ochraceus</i>	Inicial	89.78 ± 7.14 a	61.70 ± 0.658 a	1.86 ± 0.031 a	1.31 ± 0.066 a	3.17 ± 0.096 a	1.97 ± 0.141 a	0.574 ± 0.012 a	0.270 ± 0.008 a	0.967 ± 0.001 a
	Intermediário	100.35 ± 4.83 a	58.58 ± 0.644 b	1.7 ± 0.063 b	1.25 ± 0.069 a	2.95 ± 0.114 a	1.76 ± 0.171 a	0.536 ± 0.012 b	0.417 ± 0.014 b	1.01 ± 0.001 b
<i>H. reticulatus</i>	Intermediário	87.00 ± 5.16 a	61.23 ± 0.937 a	1.51 ± 0.067 a	0.763 ± 0.060 a	2.27 ± 0.120 a	0.852 ± 0.116 a	0.507 ± 0.009 a	0.290 ± 0.007 a	0.988 ± 0.001 a
	Tardio	69.18 ± 3.02 b	63.73 ± 0.647 b	1.71 ± 0.052 b	1.01 ± 0.076 b	2.72 ± 0.121 b	2.18 ± 0.636 b	0.513 ± 0.007 a	0.277 ± 0.005 a	0.988 ± 0.001 a

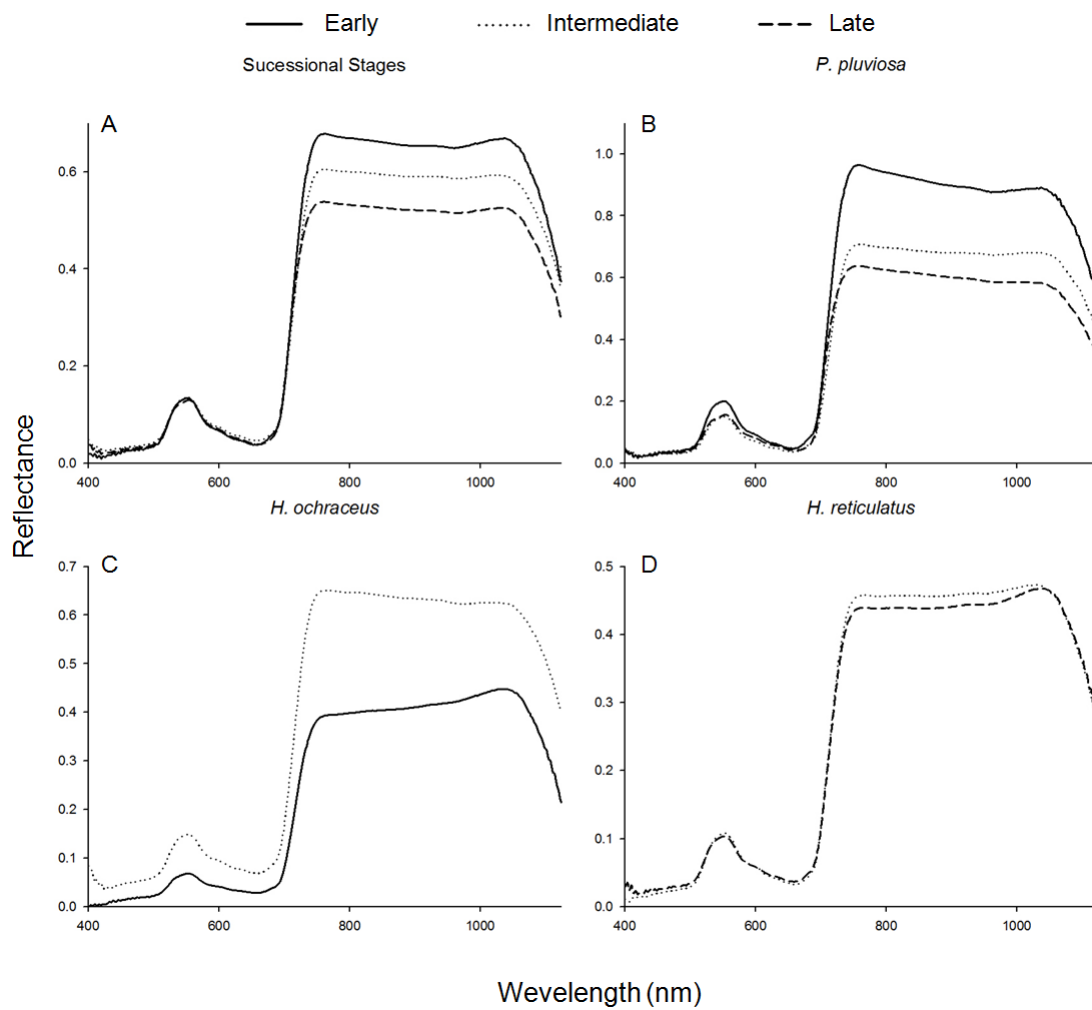
699 Os valores médios seguidos por letras diferentes na mesma coluna indicam diferenças significativas de cada característica foliar morfológica/fisiológica entre os estágios  
 700 sucessionais.  
 701

702 Tabela 3. Regressão linear dos modelos lineares generalizados (GLM) para os efeitos  
 703 das características fisiológicas (pigmentos e água) sobre os taxas de herbivoria em  
 704 valores dos índices espectrais em uma Floresta Tropical Seca.

<b>Variável Resposta</b>	<b>Variável Explicativa</b>	<b>F</b>	<b>P</b>	<b>R<sup>2</sup></b>
NDVI705	Clorofila a	15.583	< 0,05	0.1904
	Clorofila b	4.514	< 0,05	0.05364
	Clorofila Total	8.178	< 0,05	0.1038
	Carotenóides	0.181	ns	-0.01339
mND705	Clorofila a	18.367	< 0,05	0.2188
	Clorofila b	4.368	< 0,05	0.05153
	Clorofila Total	8.561	< 0,05	0.1087
	Carotenóides	0.055	ns	-0.01547
SR705	Clorofila a	14.091	< 0,05	0.1743
	Clorofila b	4.704	< 0,05	0.05638
	Clorofila Total	8.053	< 0,05	0.1021
	Carotenóides	0.069	ns	-0.01524
mSR705	Clorofila a	7.741	< 0,05	0.09807
	Clorofila b	24.953	< 0,05	0.2787
	Clorofila Total	21.363	< 0,05	0.2472
	Carotenóides	0.183	ns	-0.01336
WI	Água	0.548	0.4621	-0.007348

705

706

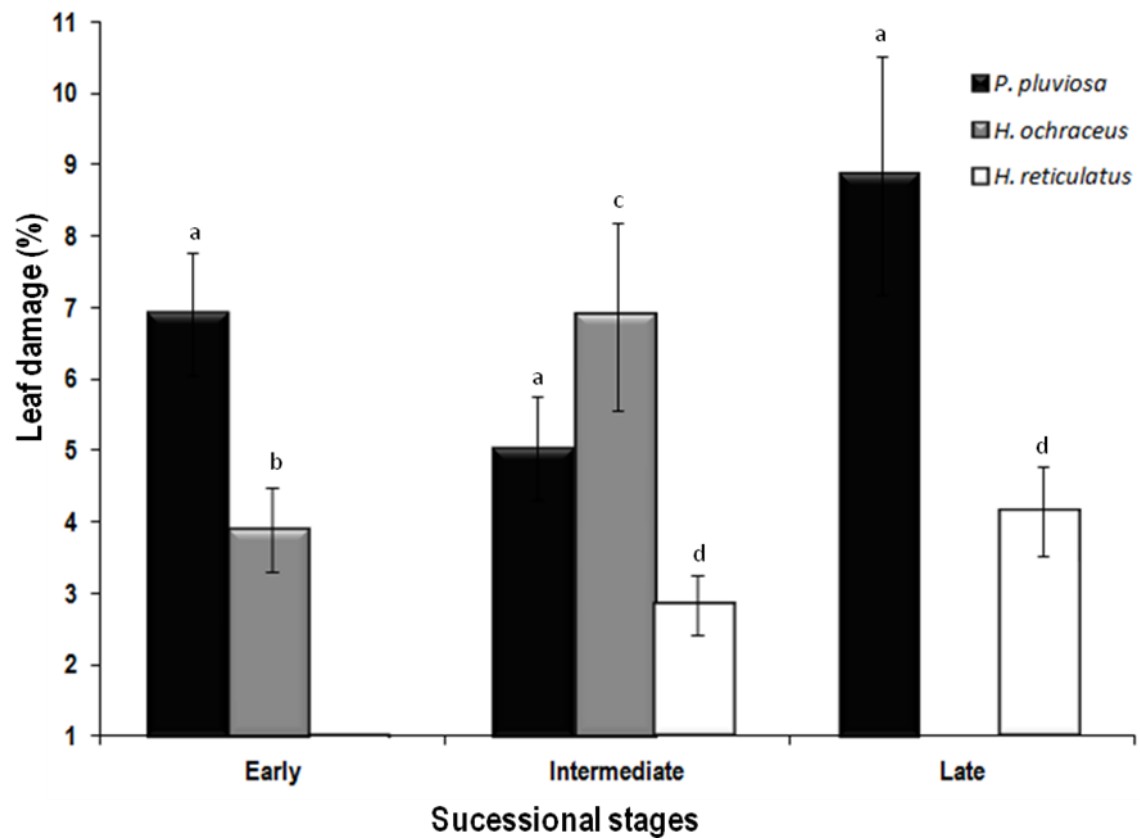


707

708 Figura 1. (A) Espectros de reflectância foliar média para as três espécies agrupadas e  
 709 para cada espécie separadamente: (B) *P. pluviosa*, (C) *H. ochraceus* e (D) *H.*  
 710 *reticulatus*.

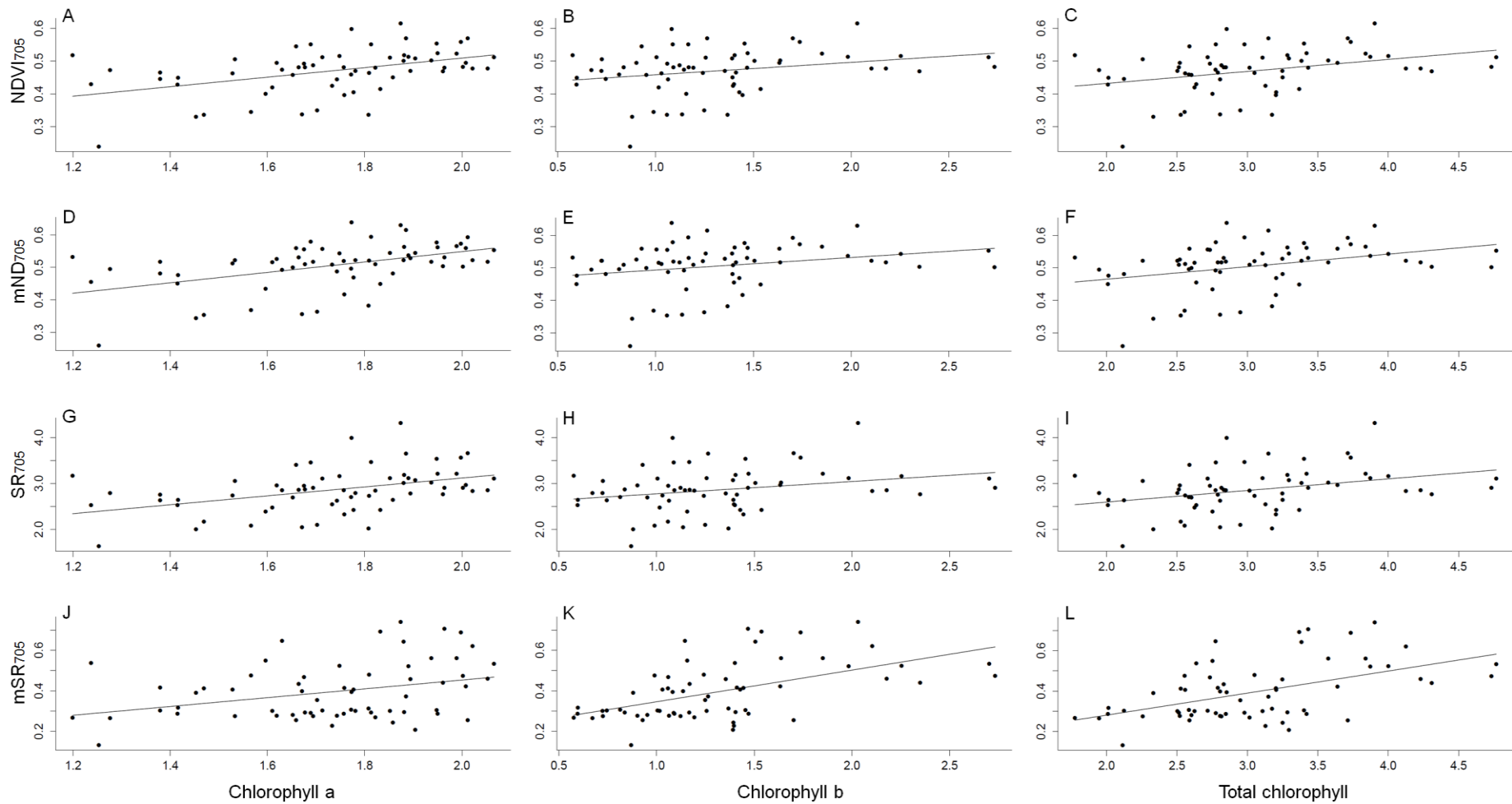
711





712

713 Figura 2. Porcentagem de dano foliar para as 3 espécies de plantas ao longo do  
 714 gradiente sucessional em uma floresta tropical seca. Letras diferentes sobre as barras de  
 715 mesma cor representam médias estatisticamente diferentes ( $p < 0.05$ ).



716

717 Figura 3. Correlações entre os índices NDVI705 (A, B, C); mND705 (D, F, G); SR705 (G, H, I) e mSR705 (J, K, L) e os conteúdos de clorofila  
 718 *a*, *b*, e total.